

## СТРАТЕГИЧЕСКИЕ ПРИНЦИПЫ НЕРЕСТОВОЙ МИГРАЦИИ ЮЖНОГО ОДНОПЁРОГО ТЕРПУГА *PLEUROGRAMMUS AZONUS*

© 2025 г. А.Н. Вдовин<sup>1</sup> (spin: 8001-9310), А.Н. Четырбоцкий<sup>2</sup>

1 – Тихоокеанский филиал ГНЦ РФ ФГБНУ «ВНИРО» (ТИНРО),  
Россия, Владивосток, 690091

2 – Дальневосточный геологический институт ДВО РАН,  
Россия, Владивосток, 690022  
E-mail: vdovinan1955@mail.ru

Поступила в редакцию 7.10.2025 г.

Рассматриваются концептуальные вопросы формального представления динамичной структуры нерестовой миграции южного однопёрого терпуга *Pleurogrammus azonus*. На основании фактического материала и литературных данных исследуется её функциональный характер. Полагается, что нерестовая миграция является естественным продолжением направленной к берегу весенней миграции. Её принципиальное отличие состоит в образовании нерестовых косяков, имеющих эшелонированную возрастную структуру. Они начинают формироваться при переходе производителей в глубинную (подповерхностную) водную массу. Появление брачной окраски у старых самцов является стимулирующим сигналом для группирования вокруг них остальных производителей. Лидерство в нерестовом косяке первоначально принадлежит старым самцам, а затем переходит к старым самкам. При перемещениях производители старших возрастных групп придерживаются более стабильных условий среды по сравнению с производителями младших возрастных групп. Суть предлагаемой стратегии состоит в эшелонированном перемещении производителей с лидерством старших возрастных групп, после возникновения у последних брачной окраски.

**Ключевые слова:** стратегические принципы, южный однопёрый терпуг *Pleurogrammus azonus*, нерестовая миграция, самцы, самки, онтогенетические группы, брачная окраска.

Южный однопёрый терпуг *Pleurogrammus azonus* Jordan et Metz относится к группе азиатских видов эндемичного северотихоокеанского семейства терпуговых Hexagrammidae (Рутенберг, 1962). Терпуг является придонно-пелагической рыбой, нерестовая миграция которого направлена от континентального склона и шельфа в сторону берега (Горбунова, 1962; Рутенберг, 1962). Нерестовая часть ареала терпуга ограничена прибрежными водами до глубин 30–40 м.

Аспекты нерестовых миграций этого вида были освещены в ряде публикаций (Вдовин, Швыдкий, 1994; Irie, 1986). Особенности перемещения половозрелых особей терпуга, во

многом, определяются региональной спецификой гидрологии и орографии дна (Рутенберг, 1962). Во многих публикациях (Горбунова, 1962; Марти, 1980) сведения о преднерестовых миграциях терпуга сводятся к тому, что они направлены к берегу. В других (Вдовин, 1998; Irie, 1986) приводятся сведения о размерно-половой динамике нерестовых скоплений.

При изучении миграций рыб возникают принципиальные вопросы о происхождении миграционного импульса и формировании нерестовой стаи, которые тесным образом связаны с физиологией производителей (Сло- ним, 1971, Касумян, Павлов, 2018). В первую очередь это обусловлено многофакторностью

рассматриваемой проблемы. Совокупность влияющих на преднерестовую миграцию факторов, затрудняет представление единой картины стратегического поведения рыб. В связи с этим общая формализация единой стратегии нерестовой миграции ранее не рассматривалась. Обобщённой формализованной схемы перемещения производителей терпуга нами не обнаружено.

Мы полагаем, что построение общей схемы нерестовой миграции терпуга является самой актуальной задачей при изучении его перемещений с целью размножения.

Цель работы – построение единого согласованного механизма, определяющего принципы структуры нерестовых скоплений и стимулы их перемещения.

Следующий этап наших исследований предполагает создание логической схемы нереста южного однопёрого терпуга.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Основной материал собирался с июля по ноябрь в 1986–2018 гг., в научно-исследовательских и промысловых рейсах, выполненных в российских водах Японского моря. Анализировались только те траления, в которых присутствовал южный однопёрый терпуг. Общее количество таких тралений составило 3715, из них – 3362 донных и 353 пелагических. Морские экспедиционные сборы были дополнены материалами с рыбокомбинатов Приморского края. Было промерено 32733 особи, вскрыто – 5011, на полный биологический анализ взято 2319 экз. Для преобразования размерных рядов в возрастные применялся сезонный размерно-возрастной ключ. По возрастному составу нами было проведено деление на три онтогенетические группы: самцы – 1+ и 2+ (I♂), 3+ и 4+ (II♂), 5+ и 6+ (III♂); самки – 1+-3+ (I♀), 4+ и 5+ (II♀), 6+ и 7+ (III♀). Каждая онтогенетическая группа соответствует следующим периодам онтогенеза – активного полового созревания, половозрелости и сенильного (здесь – постепенного старения).

Методы сбора проб, первичной обработки материала, оценка биологического состояния и характеристика этапов онтогенеза представлены в наших предыдущих работах (Вдовин, Швыдкий, 1994; Вдовин, Четырбоцкий, 2018; Вдовин и др., 2023).

Пространственно-временное распределение относительной численности самцов и самок было получено на основании серии численных экспериментов на имитационной модели (Четырбоцкий и др., 2023).

#### РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Постепенное перемещение скоплений южного однопёрого терпуга с больших на меньшие глубины начинается ещё весной (Вдовин, 1998). Учитывая региональную специфику сроков нереста, а также их межгодовую динамику в каждом конкретном районе, разумеется, существуют и различия в сроках начала нерестовой миграции. Продолжительность нерестового периода имеет значительно меньшую динамику (Горбунова, 1962; Гомелюк, 1987). Межгодовая динамика проявляется незначительно. В данном случае хронологическую динамику биологических сезонных ритмов можно рассматривать, всего лишь как сдвиг фазы, относительно общей закономерности.

В работе А.Н. Четырбоцкого с соавторами (2023) модельным полигоном выступал самый большой залив Японского моря – зал. Петра Великого. В этом заливе начало нерестовой миграции приходится на июль. Именно в это время в структуре мигрирующих стай проявляется половой диморфизм (Вдовин, Четырбоцкий, 2019). При специализированном промысле терпуга в советский период на поиск промысловых скоплений с высокой долей крупных рыб малотоннажные добывающие суда выходили во второй половине июля. В начале июля распределение терпуга по глубинам было аналогично таковому, в июне (рис. 1). Успешный промысел, как правило, осуществлялся на глубинах 50–80 м, на расстоянии 5–12 км от островов

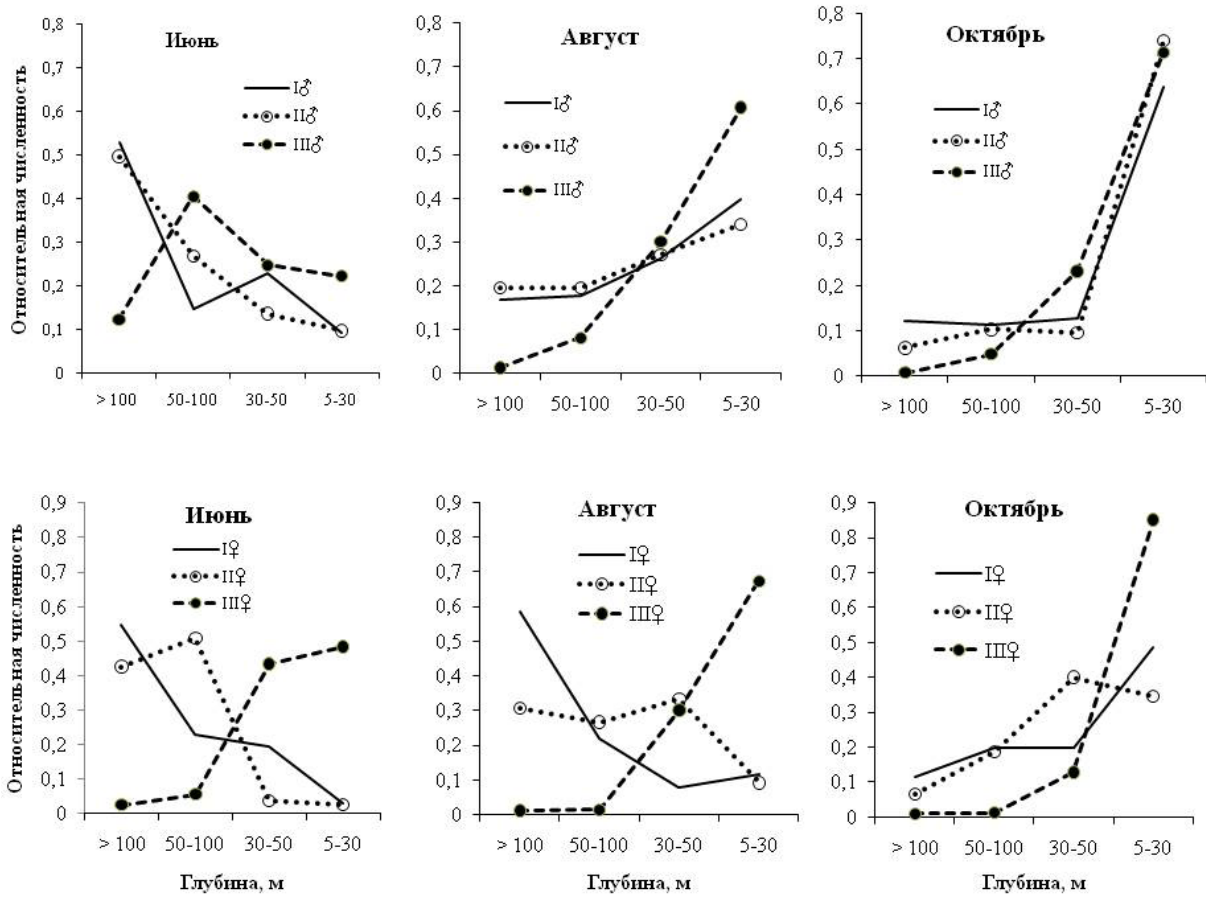
и мысов, возле которых находились крупные нерестилища терпуга. Интересно, что среди крупных рыб в таких уловах преобладают самцы, тогда как их общая численность в старшей онтогенетической группе меньше, чем у самок (рис. 1). Результаты имитационного моделирования перемещений самцов и самок показывают, что скорости движения у обоих полов сходны, но в диапазонах глубин 30–50 и 5–30 м у самок отмечается определённое запаздывание (Четырбоцкий и др., 2023). Самцы сенильной онтогенетической группы являются лидерами нерестовой миграции. В отдельные годы немногочисленные производители этой группы занимают нерестовые участки задолго до нереста – в конце июля – начале августа. Старые самцы имеют ярко выраженную брачную окраску – чёрную «маску» и чёрные пятна на хвостовом плавнике (Гомелюк, 1987). Следует дополнить, что чёрное пятно может встречаться и в районе грудного плавника. Более того, яркие чёрные пятна иногда присутствуют и у старых самок. Элементы брачной окраски начинают проявляться за месяц – два до нереста, но ярко выражены они только у особей сенильной онтогенетической группы.

В целом масштаб перемещений у обоих полов сходен, но по темпам убывания самцов с больших глубин для насыщения малых, видно, что они несколько опережают самок (рис. 1). Возрастные (онтогенетические) особенности миграций проявляются гораздо более отчётливо, особенно это касается сроков миграций. К примеру, в августе большая часть старых самцов и самок уже находится в нерестовой зоне (в основном за пределами нерестилищ), тогда как основная масса рыб меньших возрастов обитает на больших глубинах (рис. 1).

Следует подчеркнуть, что в каждом миграционном потоке всегда присутствуют все онтогенетические группы, но соотношение их в нерестовых косяках меняется по определённой тенденции. Необходимо указать, что во время нерестовой миграции период поступательного перемещения про-

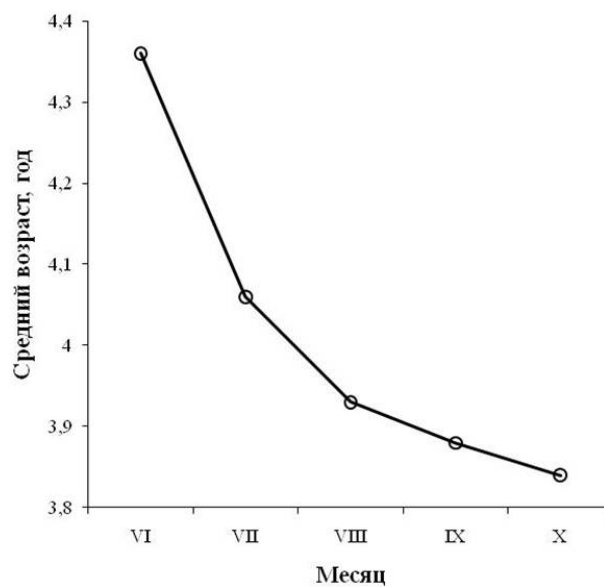
изводителей в зону нереста, длится только до сентября. Уже в сентябре немногочисленные отнерестившиеся производители начинают обратную миграцию от берега (Вдовин, Швыдкий, 1994). Однако преобладающим вектором миграции до середины октября является вектор, направленный к берегу, особенно между изобатами 50–100 м. Скорость перемещения в этой зоне самая высокая (Четырбоцкий и др., 2023). Именно здесь, скорее всего, формируются нерестовые косяки, которые «омолаживаются» в каждом новом миграционном потоке (рис. 2). Снижение среднего возраста в этой батиметрической зоне определяется двумя факторами: во-первых, производители сенильной группы, имеющие невысокую численность, уже в июне, большей частью, покинули батиметрическую зону 50–100 м; во-вторых, более многочисленные производители младших возрастных групп начинают массовые перемещения только в июле. Исходя из этого, можно предположить, что структура нерестовых косяков имеет свои особенности в каждой миграционной волне (рис. 3).

Но проявление индивидуальной изменчивости, в каждой онтогенетической группе чётко выражены. Даже в нерестовом косяке рыбы одного пола и возраста могут иметь разные стадии зрелости гонад, разные размеры и разную упитанность. Однако онтогенетическая и даже внутрисезонная изменчивости, проявляются отчётливее. В начале июля рыбы младшей онтогенетической группы имеют стадии зрелости половых продуктов II – III и III, а особи сенильной группы III, III–IV и IV. В августе рыбы младшей группы находятся на стадиях III, III–IV и IV, старшей IV и IV–V. Но дозревание половых продуктов у младшей группы происходит значительно быстрее и некоторые её представители уже в начале сентября принимают участие в нересте. О причинах быстрого созревания половых продуктов будет сказано ниже. Здесь мы только можем утверждать, что их зрелость не оказывает определяющей роли в группировании нерестовых косяков.

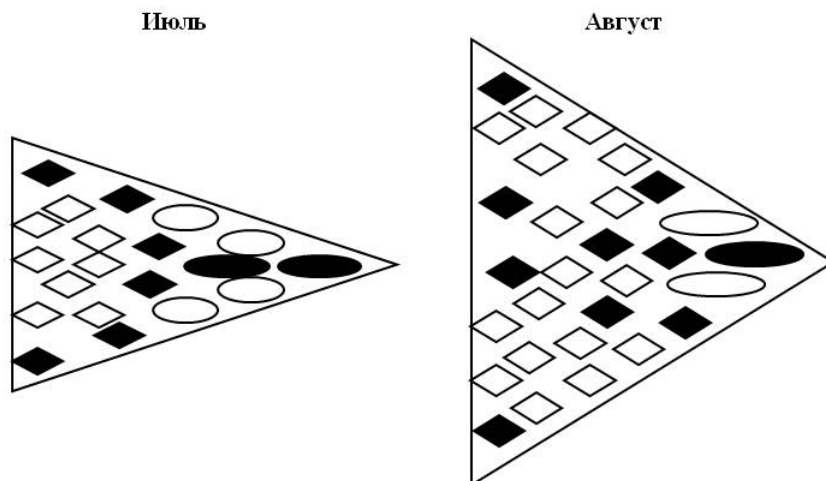


**Рис. 1.** Распределение относительной численности производителей южного однопёрого терпуга *Pleurogrammus azonus* по глубинам в преднерестовый период.

**Примечание:** Численность каждой категории производителей приведена к 1.



**Рис. 2.** Средний возраст производителей южного однопёрого терпуга *Pleurogrammus azonus* в зал. Петра Великого на глубинах 50–100 м с июня по октябрь.



**Рис. 3.** Гипотетическая (виртуальная) структура нерестовых косяков южного однопёрного терпуга *Pleurogrammus azonus* в зал. Петра Великого в июле и августе. Закрашенный овал – III♂, пустой овал – III♀, закрашенный ромб – I♂♀, пустой ромб – I♂♀.

**Примечание:** Обозначения онтогенетических групп (см. Материал и методы).

Говоря о возрастной и онтогенетической изменчивости в целом, можно констатировать, что чем младше онтогенетическая группа, тем позже она начинает и заканчивает нерестовую миграцию. Наиболее показательным этот пример иллюстрирует соотношение разных онтогенетических групп на разных глубинах в августе (рис. 2). Доля рыб сенильной группы на глубинах более 100 м составляет 10,3% от их общей численности. При этом вполне вероятно, что значительная часть из них не будет участвовать в нересте. Состояние половых продуктов на этих глубинах у особей сенильной группы резко отличается от такового у производителей этой группы в нерестовом стаде (табл. 1). Доля рыб с патологией половых продуктов (Вдовин, Четырбоцкий, 2018) здесь в разы выше. Доля рыб со зрелыми половыми продуктами, напротив, меньше. Тем не менее, количество этих, и без того малочисленных, рыб с августа по октябрь, на этих глубинах уменьшается на треть. В очень небольших количествах такие особи проникают на нерестилища, о чём свидетельствуют кладки с дегенеративной икрой. Но, по нашему мнению, большая часть таких рыб, если и выходит на меньшие глубины, то не заходит в нерестовую зону. Одни из них

завершают жизненный цикл, другие – пропускают нерест. Можно констатировать, что к концу августа протяжённая односторонняя миграция старшей онтогенетической группы заканчивается. 94,1% особей сосредоточена на глубинах менее 50 м. Единичные самцы уже заняли нерестовые участки. Однако большинство особей находятся за пределами нерестилищ. Более того, отдельные особи на короткое время выходят из нерестовой зоны (5–30 м) в зону адаптации (30–50 м). Отдельные самки появляются непосредственно на нерестилищах только в конце октября, но это уже скорее кратковременная кочёвка, а не миграция, поскольку они уже находятся в нерестовой зоне (Вдовин, 1998).

В конце августа на глубинах более 30 м, в уловах, как правило, отсутствуют самцы старших возрастных групп (табл. 2). Роль лидеров миграционного потока, скорее всего, переходит к старым самкам. Миграция у онтогенетических групп I и II в сторону нерестилищ заканчивается в октябре. Со второй половины сентября уже начинается отток отнерестившихся особей с нерестилищ, преимущественно групп I и II. Данное перемещение уже является посленерестовой миграцией, которая создаёт «шум», мешающий точно форма-



**Таблица 1.** Доля категорий половых продуктов у производителей сенильной группы южного однопёрого терпуга *Pleurogrammus azonus* в августе, в %

| %                       | II–III | III  | III–IV | IV   | IV–V | Pat  | сумма |
|-------------------------|--------|------|--------|------|------|------|-------|
| На глубинах более 100 м |        |      |        |      |      |      |       |
| ♂                       | 4.2    | 38.4 | 33.2   | 9.2  |      | 15   | 100   |
| ♀                       |        | 28.8 | 31.6   | 4.9  |      | 34.7 | 100   |
| Всё нерестовое стадо    |        |      |        |      |      |      |       |
| ♂                       | 1.9    | 28.4 | 35.2   | 22.9 | 7.1  | 4.5  | 100   |
| ♀                       |        | 14.1 | 29.8   | 28.6 | 8.6  | 18.9 | 100   |

**Примечание:** Римскими цифрами обозначены стадии зрелости. Pat – патология.

**Таблица 2.** Доли (в %) гонад разной стадии зрелости у онтогенетических групп южного однопёрого терпуга *Pleurogrammus azonus* в последней декаде августа на глубинах 40–65 м; n – объём выборки

| О. ст. | Стадии зрелости гонад |      |        |      |      |     | n   |
|--------|-----------------------|------|--------|------|------|-----|-----|
|        | II–III                | III  | III–IV | IV   | IV–V | Pat |     |
| I♂     | 15.5                  | 62.1 | 18.1   | 4.3  |      |     | 116 |
| I♀     | 2                     | 51   | 27.5   | 13.6 | 5.9  |     | 102 |
| II♂    | 5.8                   | 25   | 38.5   | 27.6 | 3.2  |     | 156 |
| II♀    |                       | 4.1  | 9.8    | 28.9 | 57.2 |     | 194 |
| III♂   |                       |      |        |      |      |     |     |
| III♀   |                       |      |        | 25   | 66.7 | 8.3 | 12  |
| Итого  | 5                     | 29.4 | 22.1   | 20.9 | 22.4 | 0.2 | 580 |

**Примечание:** О. ст. – онтогенетические стадии производителей. Стадии зрелости как в табл. 1.

лизовать передвижение нерестового миграционного потока. Тем не менее, в перемещениях производителей с июля по октябрь абсолютно преобладает вектор движения, направленный к берегу.

До июля продолжается миграция, направленная к берегу, которая начинается ещё весной (Вдовин, 1998). В июле начинают формироваться нерестовые косяки, с направляющей группой (ядром) состоящим из рыб сенильной группы. Рыбы старших возрастов немногочисленны, поэтому в косяках преобладают производители двух других онтоге-

нетических групп (рис. 1). Перемещения старых самцов являются стимулом для старых самок, которые следуют за ними (Четырбоцкий и др., 2023). Затем роль лидеров переходит к старым самкам. С большой долей уверенности мы предполагаем, что стимулом для нерестовой миграции младших онтогенетических групп является направленное перемещение рыб сенильной онтогенетической группы. Зрелость половых продуктов не определяет начало нерестовой миграции, поскольку она в нерестовом косяке характеризуется широкой вариабельностью. Возможно, активизация

миграционной активности у старших возрастных групп терпуга, которые физиологически подготовлены к нерестовой миграции, определяется внешними условиями. Мы полагаем, что к таковым относится смена структуры вод. Летом за пределами шельфа, ниже 100–150 м, расположена глубинная морская (иначе японморская) водная масса, которая характеризуется весьма стабильными условиями. В летний период здесь преобладают половозрелые особи. Следующей водной массой на пути к берегу, является глубинная (подповерхностная) водная масса с более изменчивыми условиями (Вдовин, 2023). Именно здесь начинают формироваться нерестовые косяки. Элементы брачной окраски у старых самцов привлекают других рыб, в первую очередь старых самок. Следует подчеркнуть, что рыбы сенильной группы придерживаются относительно стабильных условий. Они передвигаются в придонных слоях воды и не поднимаются выше 5 м. Младшие онтогенетические группы время от времени поднимаются на поверхность, а у берега могут достигать 2-метровой глубины. Высокая осцилляция температурного режима больше необходима молодым рыбам для инициации обмена веществ (Вдовин, 2023). Хронологически отстающие от старых рыб в созревании половых продуктов, за счёт активизации обменных процессов они успевают созреть к нересту и участвовать в нём совместно с более старшими рыбами.

Ориентировочно, продолжительность нерестовой миграции терпуга с того момента, как производители сгруппировываются в нерестовые косяки, составляет 55–75 дней. Кратчайшее расстояние в зал. Петра Великого, между меридианами 131°45' и 132°20' в. д. и изобатами 30–150 м колеблется от 64 до 117 км.

Таким образом, скорость продвижения нерестовых косяков может колебаться от 0,8 до 2,2 км в день, или 1–3 см/сек. Такая скорость, как показатель локомоторной активности терпуга, совершенна нереальна. К примеру, нам приходилось видеть, как при под-

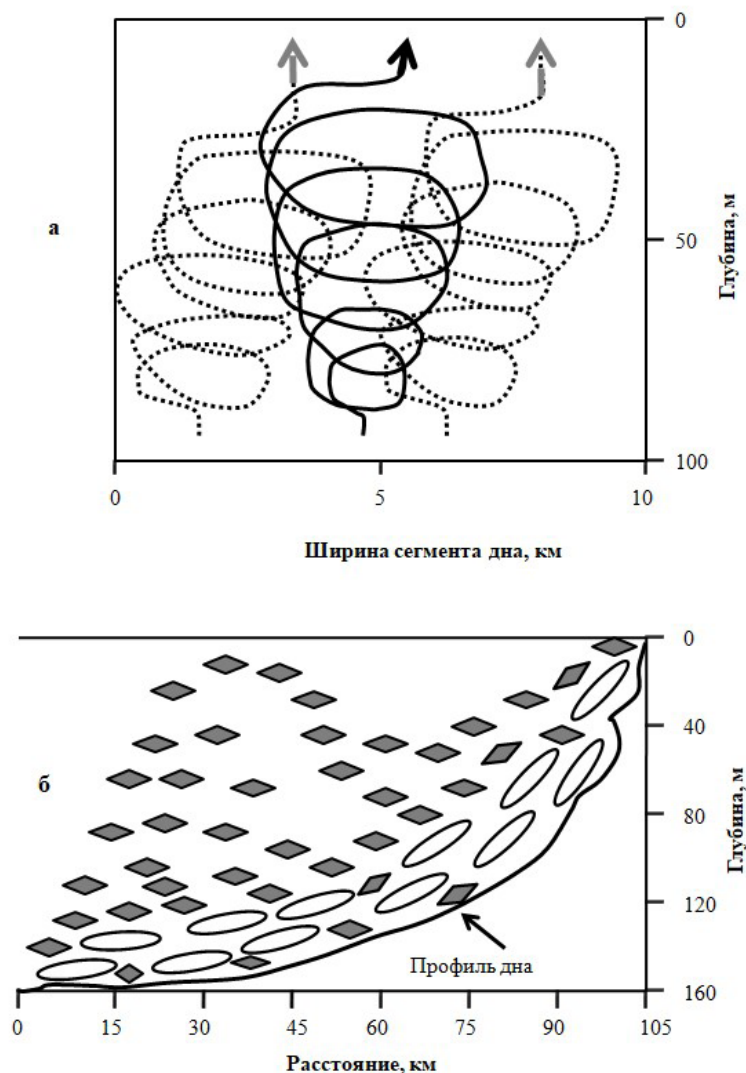
ходе к нерестовому участку самца, самки снижали скорость на порядок, до 0,2–0,5 м/сек ориентировочно.

Результаты численных экспериментов показали, что скорость модельных перемещений в этот период, может быть даже отрицательной (Четырбоцкий и др., 2023; рис. 1). Следует указать что, в данном случае имеется скорость уменьшения глубины, поскольку рыбы перемещаются по направлению к берегу. Разумеется, фактическая скорость не может быть отрицательной. Здесь модельный результат необходимо трактовать как перемещение назад. Такие перемещения нередко регистрировались при поиске промысловых скоплений терпуга. Сложившееся впечатление позволяет предположить, что перемещения терпуга к берегу имеют спиралевидную траекторию (рис. 4).

В целом, характер миграции производителей терпуга является общим для всех возрастных групп. Во-первых, все производители постепенно перемещаются к берегу, двигаясь не по прямолинейной, а по более сложной траектории. Во-вторых, терпуг продолжает активно питаться – интенсивность питания начинает снижаться только в августе. Низкая скорость продвижения к берегу, в первую очередь, этим и обусловлена (Вдовин, Четырбоцкий, 2018). В-третьих, производители перемещаются в структурированных косяках, во всяком случае, до захода в зону нереста.

Половой миграционный диморфизм чётко проявляется только у рыб сенильной группы. Роль лидеров в миграционных косяках принадлежит большую часть миграционного периода самцам. Только в конце миграции она переходит к самкам. Рыбы сенильной группы придерживаются только придонных слоёв воды и в нерестовой зоне не поднимаются выше пяти м.

Таким образом, старшие возрастные группы выбирают более стабильный термический режим. В целом, с возрастом миграция становится всё более направленной, за счёт сужения области перемещения.



**Рис. 4.** Перемещение нерестовых косяков южного однопёрого терпуга *Pleurogrammus azonius* в июле. **Примечание:** а – горизонтальный профиль дна: сплошные линии – сенильная группа; пунктирные линии – остальные производители; б – вертикальный профиль водной толщи: овалы – сенильная группа; ромбы – остальные производители.

#### ОБСУЖДЕНИЕ

Ранее нами отмечалось, что особи разного биологического состояния характеризуются подобием хода физиологических процессов и совершают сходные миграции. Влияние рыб друг на друга позволяет повысить групповую избирательность к условиям среды (Вдовин и др., 2023). Образование стаи определённой структуры определяется именно групповым эффектом (Слоним, 1971; Касумян, Павлов, 2018).

По мнению Г.В. Никольского (1974) начало нерестовой миграции обычно связано с достижением определённой стадии зрелости половых продуктов и проявлением гормональной активности. При этом у рыбы меняется характер реакции на внешние воздействия, т.е. появляется новый натуральный раздражитель, являющийся сигналом для начала миграции. Примерно в том же ключе рассуждает А.Д. Слоним (1971), конкретизируя, что миграционному состоянию предшествует



вует предмиграционное состояние. Именно в предмиграционном состоянии и меняется реакция на внешние факторы.

Мы полагаем, что данное явление соответствует первому стратегическому принципу любых миграций и биологическим ритмам организма в целом: настройка организма на следующий сезон начинается в текущем сезоне.

Изменение физиологических ритмов у терпуга, определяется ходом так называемых биологических часов, настройка которых меняется с возрастом (Вдовин и др., 2023). Влияние какого-либо фактора среды на биоритм терпуга может проявляться как сигнал к смене биологического сезона. Особенностью возрастного биоритма терпуга является выбор оптимальных условий среды. При этом норма реакции на какой-либо фактор среды у рыб разного биологического состояния может существенно различаться. При переходе из одной водной массы в другую первыми реагируют самцы сенильной группы. Внешняя реакция на изменения условий среды проявляется в виде появления брачной окраски, что, несомненно, определяется активизацией гормональной активности. В научной литературе, как правило, данное явление описывается, как постулат, не требующий доказательств. Тем не менее, имеются исследования этого аспекта с весьма впечатляющими результатами (Sudo et. al, 2011). У преднерестовых японских речных угрей *Anguilla japonica* с серебристой (брачной) и жёлтой окрасками отмечены очень значительные различия в уровне репродуктивных гормонов. Разумеется, количество таковых было намного больше у серебристых угрей. По мнению исследователей репродуктивные гормоны могут оказывать влияние на последующее нерестовое поведение.

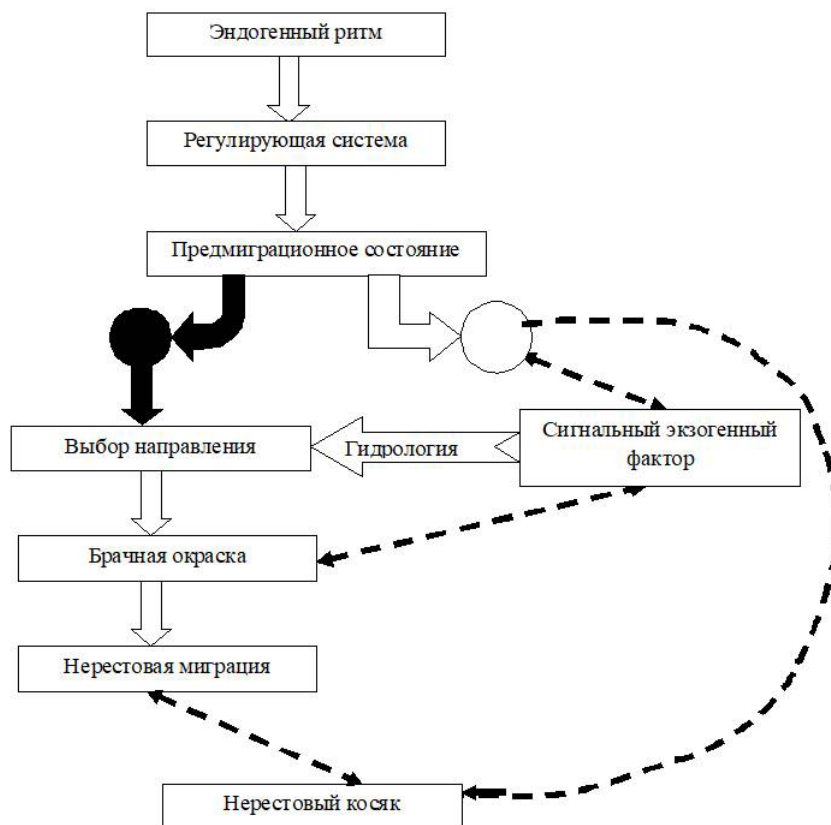
Интересно, что в череде потоков нерестовой миграции, убывание доли крупных самцов в нерестовых косяках происходит не только у южного однопёрого терпуга, но у одновременно нерестящихся тихоокеанских лососей

(род *Oncorhynchus*) (Зорбиди, 2010; Волобуев, Марченко, 2011). Если эта череда потоков прерывиста, то у тихоокеанских лососей выделяют сезонные расы (Иванков, 1997). По мнению В.Н. Иванкова (1997) благодаря сезонным расам воспроизводство у единовременно нерестящихся рыб осуществляется более эффективно, поскольку удлиняется период нереста и расширяется нерестовая зона. При этом количество сезонных группировок у рыб с единовременным нерестом можно сравнить с количеством порций икры у порционно нерестящихся рыб. В целом, мы солидарны с концепцией В.Н. Иванкова, но не относим её к уникальному явлению, присущему единовременно нерестящимся видам. Структура миграционных потоков у порционно нерестящегося терпуга также изменчива, как и у тихоокеанских лососей, и имеет такой же функциональный характер.

Второй стратегический принцип, скорее всего, справедлив для многих видов рыб: структура нерестовых косяков имеет динамичную природу с качественными изменениями. Удлинение периода нереста, расширение его зоны и разнокачественность производителей, позволяют увеличить эффективность воспроизводства.

Особое внимание мы обращаем на избирательный и направленный выбор условий среды разными онтогенетическими группами, которая, в первую очередь определяется не возрастом, а степенью зрелости половых продуктов. Особи сенильной группы (особенно самцы) уже в августе имеют зрелые половые продукты. Более молодым рыбам необходима осцилляция температуры, для инициации обмена веществ и, в первую очередь, увеличению темпа созревания половых продуктов.

Отсюда следует третий стратегический принцип: избирательный и направленный выбор условий среды определяется, в первую очередь не возрастом, а биологическим состоянием рыб.



**Рис. 5.** Схема перехода южного однопёрого терпуга *Pleurogrammus azonus* в миграционное состояние. **Примечание:** Стрелки и кружки ниже этапа «Предмиграционное состояние» показывают дифференциацию онтогенетических групп: закрашенные – самцы сенильной группы, незакрашенные – производители.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Для иллюстрации миграционного процесса мы предлагаем схему (рис. 5), элементы которой были заимствованы у В.Р. Дольника (1965, цит. по Слоним, 1971).

Из вышеизложенного, помимо стратегических принципов, мы выделяем основные выводы:

Началом миграции следует считать образование нерестовых косяков, вследствие ориентации производителей на брачную окраску самцов сенильной группы;

Лидерство в нерестовом косяке принадлежит рыбам сенильной группы: вначале самцам, затем самкам;

Производители старших возрастных групп избирают более стабильные условия среды по сравнению с более молодыми производителями.

Вдовин А.Н. Биология и динамика численности южного однопёрого терпуга (*Pleurogrammus azonus*) // Изв. ТИНРО. 1998. Т. 123. С. 16–45.

Вдовин А.Н. Динамика размерного состава южного однопёрого терпуга *Pleurogrammus azonus* в пелагиали российских вод Японского моря // Вопр. рыболовства. 2023. Т. 24. № 1. С. 86–98.

Вдовин А.Н., Швыдкий Г.В. Батиметрические миграции терпуга *Pleurogrammus azonus* осенью в заливе Петра Великого // Биол. моря. 1994. Т. 20. № 5. С. 351–358.

Вдовин А.Н., Четырбоцкий А.Н. Рост и стадийность онтогенеза южного однопёрого терпуга в водах Приморья (Японское море) // Тр. ВНИРО. 2018. Т. 170. С. 26–46.

Вдовин А.Н., Четырбоцкий А.Н. Проявления полового диморфизма в соматическом и генеративном росте южного однопёрого терпуга // Тр. ВНИРО. 2019. Т. 175. С. 48–63.

Вдовин А.Н., Четырбоцкий А.Н., Измятинский Д.В. Взаимодействие эндогенных и экзогенных факторов в биологических ритмах южного однопёрого терпуга *Pleurogrammus azonus* в водах Приморья // Вестник МГТУ. 2023. Т. 26. № 2. С. 99–111.

Волобуев В.В., Марченко С.И. Тихоокеанские лососи континентального побережья Охотского моря (биология, популяционная структура, динамика численности и промысел). Магадан: СВНЦ ДВО РАН, 2011. 303 с.

Гомелюк В.Е. Нерестовое поведение южного однопёрого терпуга *Pleurogrammus azonus* в заливе Петра Великого // Вopr. ихтиологии. 1987. Т. 27. № 6. С. 991–1999.

Горбунова Н.Н. Размножение и развитие рыб семейства терпуговых (Hexagrammidae) // Тр. ИОАН СССР. 1962. Т. 59. С. 118–182.

Зорбиди Ж.Х. Кижуч азиатских стад. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО, 2010. 306 с.

Иванков В.Н. Изменчивость и микроэволюция рыб. Владивосток: ДВГУ, 1997. 124 с.

Касумян А.О., Павлов Д.С. Стайное поведение рыб. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2018. 274 с.

Марти Ю.Ю. Миграции морских рыб. М.: Пищевая пром-сть, 1980. 248.

Никольский Г.В. Экология рыб, М.: Высш. Школа. 1974. 357 с.

Рутенберг Е.П. Обзор рыб семейства терпуговых (Hexagrammidae) // Тр. ИОАН СССР. 1962. Т. 59. С. 3–100.

Слоним А.Д. Экологическая физиология животных. М.: Высш. школа. 448 с.

Четырбоцкий А.Н., Вдовин А.Н., Четырбоцкий В.А. Численное моделирование преднерестовой миграций представителя семейства терпуговых рыб (на примере однопёрого терпуга) // Биофизика. 2023. Т. 68. № 1. С. 134–141.

Irie T. Stock assessment of Hokke (*Pleurogrammus azonus*) and estimation of the effect of fishing regulation for the stock // Rep. Fish. Res. Invest. Japan, Gov. 1986. № 25. P. 74–97. (In Japanese with English abstract).

Sudo R., Suetake H., Suzuki Y., et al. Dynamics of Reproductive Hormones during Downstream Migration in Females of the Japanese Eel *Anguilla japonica*. // Zoological Science. 2011. V. 28. № 3. P. 180–188.

**STRATEGIC PRINCIPLES OF SPAWNING  
MIGRATION OF THE ARADESQUE GREENLINLING  
*PLEUROGRAMMUS AZONUS***

© 2025 г. А. Н. Vdovin<sup>1</sup>, А. Н. Chetyrbotsky<sup>2</sup>

*1 – Pacific branch of the State Scientific Center of the Russian Federation  
«VNIRO», Russia, Vladivostok, 690091*

*2 – Far East Geological Institute, Far Eastern branch of the Russian  
Academy of Sciences, Russia, Vladivostok, 690022*

The conceptual issues of the formal representation of the dynamic structure of the spawning migration of the Aradesque greenlinling *Pleurogrammus azonus* are considered. Based on the factual material and literature data, its functional character is being investigated. It is assumed that spawning migration is a natural continuation of the spring migration going ashore. Its fundamental difference is the formation of spawning schools with a layered age structure. They begin to form when producers move into the deep (subsurface) water mass. The appearance of mating coloration in old males is a stimulating signal for grouping other producers around them. Leadership in the spawning school initially belongs to the old males and then passes to the old females. When moving, producers of the older age groups adhere to more stable environmental conditions compared to producers of the younger age groups. The essence of the proposed strategy is the layered movement of producers with the leadership of the older age groups, after the emergence of the mating coloration in the latter.

**Keywords:** strategic principles, Arabesque greenling *Pleurogrammus azonus*, spawning migration, males, females, ontogenetic groups, mating coloration.